Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **1**, 1979,
section A, n° 1 : 279-284.

Les espèces et la spéciation chez les *Pseudophoxinus* nord-africains (Pisces, Cyprinidae)

par Carlos Almaça *

Abstract. — A revision of North-African *Pseudophoxinus* in the collections of Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) has been made. The author believes that only two species, *P. punicus* and *P. callensis*, are represented in North Africa, the later perhaps with two subspecies. The speciation of *P. punicus* and *P. callensis* is explained as a consequence of Miocene land connections which made possible dispersion from marginal Iberian populations to North Africa.

Introduction

Les problèmes concernant la systématique des *Pseudophoxinus* nord-africains ont été exposés dans un travail antérieur (Almaça, 1977). L'étude de spécimens autres que les types, appartenant également aux collections du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris), ainsi que de l'espèce ibérique (Collares-Pereira et Almaça, 1979), nous a permis d'arriver à des conclusions sur la valeur des espèces et leur variabilité.

Karaman (1972) a réparti les formes nord-africaines que nous incluons dans *Pseudophoxinus* dans deux genres différents, *Phoxinellus* et *Acanthobrama*. La distinction entre les deux reposerait sur la présence, entre les pelviennes et la papille uro-génitale, d'une carène chez *Acanthobrama* et sur l'absence de cette carène chez *Phoxinellus*. Dans *Acanthobrama*, Karaman (1972) inclut les formes *callensis*, et peut-être *punicus*, et dans *Phoxinellus* les formes *chaignoni* et *guichenoti*. Nous avons comparé les types de toutes ces formes et, outre la difficulté à constater, d'une façon assez objective, la présence ou l'absence de carène, nous avons remarqué que les spécimens les plus grands (*callensis*) semblent en présenter une, tandis que les plus petits de n'importe quelle forme n'en présentent pas. En comparant des spécimens de la même taille de *callensis* et *chaignoni*, aucune différence concernant ce caractère n'a été constatée. Chez la forme *hispanicus* le même fait a été remarqué (Collares-Pereira et Almaça, 1979). Nous nous demandons donc si ce caractère est à retenir et, en attendant que des travaux sur des spécimens récemment récoltés puissent mieux éclaircir ce problème, nous préférons ranger les formes nord-africaines et la forme ibérique dans le genre *Pseudophoxinus* (*sensu* Trewavas, 1971).

Ce travail est entièrement basé sur les collections du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris). Nous remercions M. le Pr. J. Daget et Mme M.-L. Bauchot de toutes les facilités mises à notre disposition.

* *Laboratório de Zoologia e Centro de Fauna das Universidades de Lisboa, Faculdade de Ciências, Rua da Escola Politécnica, Lisboa 2 — Portugal.*

Les espèces nord-africaines de *Pseudophoxinus*

Nous présentons ci-dessous les descriptions des quatre espèces nominales nord-africaines représentées dans la collection du Muséum de Paris. En ce qui concerne la nomenclature adoptée nous suivons Almaça (1977).

Pseudophoxinus callensis (Guichenot, 1850)

Nos. : 1927, B. 2814, 22-71, 38-104 et 105 et 31-150 (Algérie) ; 83-1013 à 1030 et 31-151 (Tunisie).

L. tot. : 36-107 mm (les spécimens les plus petits n'ont pas été considérés). — Écailles : (8) 9 / (42) 43-49 (52) / 2-3. — Branchiospines g. : (9) 11-13 (14). — Branchiospines dr. : (9) 10-13 (14). — Dents phar. g. : (4) 5. — Dents phar. dr. : 4-5. — Dorsale : (2′) 3′ + 7-8. — Anale : (2′) 3′ + (8) 9-10. — Pelvienne : 2′ + 7.

Pseudophoxinus guichenoti (Pellegrin, 1920)

Nos. : 3136 et B. 2815 (Algérie).

L. tot. : 38-55 mm. — Écailles : 6-7/37-39/2-3. — Branchiospines g. : 12-15. — Branchiospines dr. : 12-15. — Dents phar. g. : 5. — Dents phar. dr. : 4-5. — Dorsale : 2′-3′ + 8. — Anale : 3′ + 9-10.

Pseudophoxinus chaignoni (Vaillant, 1904)

Nos. : 04-40, B. 2816, 04-41, -42, -43, -44, -45, -46, -47, 22-146, -147, -148, -149, -150, -151, -152, -153, -154, 32-188, -189 (Tunisie).

L. tot. : 34-78 mm (les spécimens les plus petits n'ont été pas considérés). — Écailles : 8-9 / (38) 40-45 (48) / 2-3 (4). — Branchiospines g. : (9) 11-14 (16). — Branchiospines dr. : 10-15 (16). — Dents phar. g. : (4) 5. — Dents phar. dr. : 4-5. — Dorsale : 2′-3′ + 7-8. — Anale : 3′ + 8-9. — Pelvienne : 2′ + 7.

Pseudophoxinus punicus (Pellegrin, 1920)

Nos. : 06-338, B. 2817, 3137, 32-190 (Tunisie).

L. tot. : 39-72 mm (un spécimen plus long, mais avec la caudale partiellement détruite mesure 79 mm de longueur à la fourche). — Écailles : 14-16/60-72/4-6. — Branchiospines g. : 56-61. — Dents phar. g. : 5. — Dents phar. dr. : 5. — Dorsale : 3′ + 8. — Anale : 3′ + 10-11. — Pelvienne : 2′ + 7.

Cet ensemble d'espèces nominales est remarquablement homogène en ce qui concerne la forme des dents pharyngiennes (longues, crochues et souvent denticulées sur les bords

internes), la position très oblique vers le haut de la fente buccale (bien que la bouche ouverte soit terminale), la ligne latérale complète et l'origine de la dorsale située en arrière de l'origine des pelviennes et plus proche de celle-ci que de l'origine de l'anale. Le dernier rayon de la dorsalc et de l'anale est très souvent bifurqué depuis la base.

La comparaison des descriptions et de la variabilité des espèces nominales montre que — mise à part *P. punicus* qui par lc nombre d'écailles et de branchiospines s'éloigne nettement des autres formes — les formes *callensis*, *guichenoti* et *chaignoni* semblent appartenir à une même espèce biologique. En fait, si l'on compare les intervalles de variation du nombre d'écailles et de branchiospines — caractères sur lesquels les diagnoses de ces formes ont été basées — on remarquera des chevauchements étendus.

Tableau I. — Écailles de la ligne latérale.

	callensis	*guichenoti*
	$\bar{X}$ = 46,2 s = 3,289 N = 17	$\bar{X}$ = 37,5 s = 1,000 N = 4
chaignoni $\bar{X}$ = 42,7 s = 2,094 N = 50	CD = 0,650 Moins de 0,75	CD = 1,681 Entre 0,95 et 0,96
guichenoti $\bar{X}$ = 37,5 s = 1,000 N = 4	CD = 2,028 Plus de 0,96	

Il y a, naturellement, des différences entre les valeurs moyennes des caractères méristiques ci-dessus mentionnés. Ceci nous a fait rechercher si ces différences pouvaient justifier une séparation sub-spécifique. Si c'était le cas, des observations dans la nature et la récolte d'échantillons assez nombreux permettraient par une meilleure étude statistique de préciser la répartition des éventuelles sous-espèces. Dans ce but, nous avons comparé les formes *callensis*, *guichenoti* et *chaignoni* en nous basant sur le nombre d'écailles de la ligne latérale et le nombre des branchiospines du premier arc gauche ct droit. Le test utilisé a été le coefficient de différence CD (Mayr, Linsley & Usinger, 1953). Les tableaux I-III montrent les résultats obtenus. Dans chaque tableau sont indiquées les valeurs du CD et les pourcentages de non superposition dans les populations d'où provicnnent les échantillons comparés. Les résultats mentionnés dans le tableau I suggèrent la possibilité pour *guichenoti* de se différencier au niveau sous-spécifique des autres populations : les écailles de la ligne latérale seraient moins nombreuses chez cette éventuelle sous-espèce. Mais, étant donné l'effectif trop faible de l'échantillon de *guichenoti*, on ne peut conclure de façon définitive. Il faudra donc effectuer de nouvelles récoltes pour statuer sur la valeur taxinomique de *guichenoti*.

En conclusion nous croyons que les *Pseudophoxinus* nord-africains sont représentés par deux espèces, *P. punicus* (Pellegrin) et *P. callensis* (Guichenot), cette dernière compre-

TABLEAU II. — Branchiospines du premier arc gauche.

	callensis	*guichenoti*
	$\overline{X}$ = 11,8 s = 1,496 N = 20	$\overline{X}$ = 13,8 s = 1,095 N = 5
chaignoni $\overline{X}$ = 12,5 s = 1,768 N = 31	CD = 0,214 Moins de 0,75	CD = 0,454 Moins de 0,75
guichenoti $\overline{X}$ = 13,8 s = 1,095 B = 5	CD = 0,772 Entre 0,75 et 0,80	

TABLEAU III. — Branchiospines du premier arc droit.

	callensis	*guichenoti*
	$\overline{X}$ = 11,6 s = 1,381 N = 25	$\overline{X}$ = 13,6 s = 1,140 N = 5
chaignoni $\overline{X}$ = 12,9 s = 1,882 N = 30	CD = 0,398 Moins de 0,75	CD = 0,232 Moins dc 0,75
guichenoti $\overline{X}$ = 13,6 s = 1,140 N = 5	CD = 0,793 Entre 0,75 et 0,80	

nant peut-être deux sous-espèces. Nous remarquons que BERTIN & ESTÈVE (1948) avaient reconnu ces dcux mêmes espèccs et que DIEUZEIDE & CHAMPAGNE (1950) distinguent *P. punicus*, *P. callensis* et *P. chaignoni*.

LA SPÉCIATION CHEZ LES *Pseudophoxinus* NORD-AFRICAINS

Les rapports entre les Cyprinidés ibériques et nord-africains, en particulier ceux concernant le genre *Barbus*, ont été antérieurement exposés (ALMAÇA, 1967, 1971, 1976*a*, *b*). Nous nous sommes basé sur l'hypothèse d'une origine orientale des Cyprinoides (DARLING-

TON, 1957 ; BANARESCU, 1972) et de leur dispersion vers l'ouest à travers le Paléarctique (BANARESCU, 1973*a*, *b*). Nous avons développé ces hypothèses en ce qui concerne le peuplement de la Péninsule Ibérique et de l'Afrique du Nord (ALMAÇA, 1976*a*, *b*). En nous basant sur des donnés paléogéographiques, nous avons montré que le passage de l'Ibérie en Afrique a été possible pendant le Miocène. Ces faits d'ordre paléogéographique n'admettant pas, au Miocène, un passage dans le sens inverse, les affinités entre les faunes de Cyprinidés nord-africains et ibériques étant remarquables et les données de la paléontologie (GREENWOOD, 1972) n'étant pas incompatibles avec la chronologie proposée, nous admettrons également pour les *Pseudophoxinus* nord-africains une origine ibérique.

Il faudra, cependant, tenir compte de l'opinion de NOVACEK & MARSHALL (1976) qui proposent une origine africaine pour les Cyprinoides — ce qui, d'ailleurs, avait déjà été suggéré par GÉRY (1969) — et admettent leur passage vers l'Europe pendant le Paléocène à travers la région balkanique et peut-être l'ibérique. Nous croyons, pourtant, qu'il faudra envisager cette hypothèse à la lumière de données paléogéographiques plus sûres, bien qu'elle présente l'avantage d'expliquer la présence de *Blicca* au Paléocène en Angleterre. De toute façon, même si l'origine africaine des Cyprinoides se trouvait confirmée, ceci ne voudrait pas dire que, postérieurement — le cas échéant, au Miocène — le passage de l'Ibérie vers l'Afrique du Nord n'aît pu se produire. Mais il faudrait bien sûr envisager différemment l'évolution et la dispersion des Cyprinidés.

Les espèces nord-africaines et ibérique de *Pseudophoxinus* forment un ensemble homogène en ce qui concerne la taille, la position et la forme de la fente buccale, la position relative de l'origine de la dorsale et le nombre de dents pharyngiennes (4 ou 5). Les différences entre *P. hispanicus*, d'une part, et *P. punicus* et *P. callensis*, de l'autre, concernent la ligne latérale — incomplète ou inexistante chez l'espèce ibérique — et la forme des dents pharyngiennes (COLLARES-PEREIRA & ALMAÇA, 1979). On a voulu ranger les formes à ligne latérale incomplète dans *Pararhodeus* Berg, nom auquel on a attribué le statut générique (FANG, 1942) ou sous-générique (TORTONESE, 1937-1938), mais SPILLMANN (1967) a démontré que ni l'une ni l'autre de ces solutions ne sont satisfaisantes, car on trouve des transitions en ce qui concerne les caractéristiques de la ligne latérale.

La dérivation des espèces nord-africaines à partir d'*hispanicus* ou d'un ancêtre commun nous fait croire que l'acquisition, et la stabilisation, d'une ligne latérale complète chez *Pseudophoxinus* doit être un caractère évolué. Les nombres d'écailles et de branchiospines rapprochent *P. hispanicus* de *P. punicus*. Cette dernière espèce serait donc plus ancienne que *P. callensis* et, dans ce cas, la réduction du nombre d'écailles et celle du nombre des branchiospines devraient également être considérés comme des caractères évolués chez les *Pseudophoxinus* nord-africains.

Une spéciation par effet fondateur aurait probablement été à l'origine des *Pseudophoxinus* nord-africains : à la fin du Miocène l'Afrique du Nord aurait été peuplée à partir d'une population marginale ibérique ; ce premier stock africain aurait donné naissance à *P. punicus* qui, plus tard, peut-être par subdivision, aurait donné *P. callensis*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Almaça, C., 1967. — Estudo das populações portuguesas do Gén. *Barbus* Cuvier, 1817 (Pisees Cyprinidae). *Revta. Fac. Ciên. Lisboa*, **14** (2) : 151-400.

— 1970 (1971). — Sur la spéciation des Barbeaux nord-africains. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 2e sér., **42** (5) : 853-856.

— 1976*a*. — La spéciation chez les Cyprinidae de la Péninsule Ibérique. *Revue Trav. Inst. (scienc. tech.) Pêches marit.* (sous presse).

— 1976*b*. — Zoogeografia e espcciação dos Ciprinídcos da Península Ibérica. *Natura*, N. S., **4** : 3-28.

— 1977. — Sur les types de *Pseudophoxinus* Bleeker, 1860, nord-africains du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. *Cybium*, 3e sér., 1977, **2** : 25-33.

Banarescu, P., 1972. — The zoogeographical position of thc East Asian fresh-water fish fauna. *Rev. Roum. Biol.-Zool.*, **17** (5) : 315-323.

— 1973*a*. — Origin and affinitics of the fresh-water fish fauna of Europe. *Ichtyologia*, **5** (1) : 1-8.

— 1973*b*. — Some reconsiderations on the zoogeography of the euro-mcditerranean fresh-water fish fauna. *Rev. Roum. Biol.-Zool.*, **18** (4) : 257-264.

Bertin, L., et R. Estève, 1948. — Catalogue des types de Poissons du Muséum national d'Histoire naturelle. 4e partie. Ostariophysaires (Cypriniformes). Paris, 117 p.

Collares-Pereira, M. J., et C. Almaça, 1979. — *Pseudophoxinus hispanicus* (Steindachner, 1866), Cyprinidae nouveau pour le Portugal. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **1**, sect. A (Zool.), nº 1 : 285-287.

Darlington, P. J., 1957. — Zoogeography : thc geographical distribution of animals. Wiley, London.

Dieuzeide, R., et R. Champagne, 1950. — L'Able de La Calle (*Phoxinellus callensis* Guichenot). *Bull. Stat. Aquic. Pêche Castiglione*, N. S., nº 2 : 171-184.

Fang, P. W., 1942. — Sur certains types peu connus de Cyprinidés des collections du Muséum de Paris (II). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **67** : 165-169.

Gery, J., 1969. — The fresh-watcr fishes of South America. *In* : Biogeography and ecology in South America. Ed. F. J. Fittkau *et al.* W. Junk, The Hague, p. 828-248.

Greenwood, P. H., 1972. — Fish fossils from the late Mioccne of Tunisia. *Notes Serv. Geol.*, nº 37 : 41-72.

Karaman, M. S., 1972. — Süsswasserfische der Türkei. 9. Teil. Revision einiger kleinwuchsiger Cyprinidengattungen *Phoxinellus*, *Leucaspius*, *Acanthobrama* usw. aus Südeuropa, Kleinasien, Vorder-Asien und Nordafrika. *Mitt. hamburg. zool. Mus. Inst.*, **69** : 115-155.

Mayr, E., E. G., Linsley and R. L. Usinger, 1953. — Methods and principles of Systematic Zoology. McGraw-Hill, New York.

Novacek, M. J., and L. G. Marshall, 1976. — Early biogcographic history of Ostariophysan fishes. *Copeia*, 1 : 1-12.

Spillmann, J., 1967. — Étude comparative de Poissons Téléostéens des genres *Leucaspius* et *Phoxinellus* (*Pararhodeus*) récoltés dans les eaux douces françaises et grecques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 2e sér., **39** : 127-133.

Tortonese, E., 1937-38. — Viaggio del dott. Enrico Festa in Palestina e in Siria (1893). *Boll. Musei Zool. Anat. comp. R. Univ. Torino*, ser. III, **46** (85) : 48 p.

Trewavas. E., 1971. — Thc type-species of the genera *Phoxinellus*, *Pseudophoxinus* and *Paraphoxinus* (Pisees, Cyprinidae). *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (Zool.), **21** (8) : 359-361.

Manuscrit déposé le 5 septembre 1977.